مجله به‌نژادی نهال و بذر
جلد ۱-۳۴، شماره ۱، سال ۱۳۹۷

برآورد عمل ژن برای عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن در ذرت دانه‌ای در شرایط تنش رطوبتی

Estimation of Gene Action for Grain Yield and Yield-related Traits in Grain Maize (*Zea mays* L.) under Moisture Stress Conditions

فریبرز قنبری[۱]، سید سعید موسوی[۲]، محمدرضا عبداللهی[۳]، علی‌رضا کیانی[۴]
و سید افشین مساوات[۵]

۱- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه بوعلی سینا، همدان
۲- استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران
۳- دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران
۴- استاد، بخش تحقیقات فنی و مهندسی کشاورزی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران.
۵- مربی، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۸/۲۱ **تاریخ پذیرش:** ۱۳۹۶/۱۲/۴

چکیده

قنبری، ف.، موسوی، س. س.، عبداللهی، م. ر.، کیانی، ع. ر.، و مساوات، س. ا. ۱۳۹۷. برآورد عمل ژن برای عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن در ذرت دانه‌ای در شرایط تنش رطوبتی. **مجله به‌نژادی نهال و بذر ۱-۳۴:** ۶۲-۳۷. **10.22092/spij.2018.118628**

به منظورتعیین نحوه عمل ژن و برآورد پارامترهای ژنتیکی برای عملکرد دانه ذرت و صفات مرتبط با آن در شرایط تنش رطوبتی، دو اینبرد لاین $S0200237(P_1)$ و $ILYH0231\ (P_2)$، به‌ترتیب حساس و مقاوم به تنش رطوبتی، در سال ۱۳۹۲ تلاقی داده شدند. درسال ۱۳۹۴، والدین P_1، P_2 و چهار نسل F_1، F_2، BC_1 و BC_2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ایستگاه تحقیقات کشاورزی گرگان کشت شدند و عمل تجزیه میانگین برای داده‌های به دست آمده آنها انجام شد. هتروزیس مثبت و معنی‌دار برای صفت زیست توده بلال در بوته و عملکرد دانه در بوته مشاهده گردید.آزمون مقیاس مشترک و مقدار متوسط غالبیت ژنی عدم کفایت مدل افزایشی - غالبیت را برای بیشتر صفات تأیید نمود که حاکی ازاهمیت اثر اپیستازی و فوق غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات بود. نتایج نشان داد که صفات تعداد ردیف دانه در بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال و عمق دانه تحت تأثیر اثر افزایشی ژن‌ها قرار داشتند. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات به‌ترتیب در دامنه ۶۸/۹-۸۸/۶ و ۵۰/۴۰-۱۳ متغیر بود. میانگین تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات از حدود ۱ تا ۷ ژن بود. بیشترین هتروزیس نسبی مثبت، مربوط به صفت زیست توده بلال و عملکرد دانه در بوته بود. به‌طور کلی، گزینش در نسل‌های اولیه برای صفات مرتبط با عملکرد دانه با وراثت‌پذیری خصوصی بالا؛ازجمله: تعداد ردیف دانه در بلال منجر به بهبود عملکرد دانه در نسل‌های پیشرفته خواهد شد. علاوه بر این، انتخاب در نسل‌های اولیه برای کاهش درصد چوب بلال، البته تا حدی که منجر به کاهش معنی‌دار وزن کلی بلال نشود، منجر به افزایش شاخص برداشت بلال و در نتیجه بهبود عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی خواهد شد.

واژه‌های کلیدی: تجزیه میانگین نسل‌ها، توارث‌پذیری ، هتروزیس، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اپیستازی.

نگارنده مسئول: s.moosavi@basu.ac.ir تلفن: ۰۸۱۳۴۴۲۵۴۰۰

مقدمه

غلات حدود پنجاه درصد از تولید غذای جهانی را فراهم می‌آورند (FAO, 2014) و یکی از تأمین‌کننده‌های اصلی امنیت غذایی در جهان می‌باشند (Campos *et al.,* 2004; Haq *et al.,* 2013). در بین غلات، ذرت (*Zea mays* L.)، مهم‌ترین غله مناطق گرمسیری و معتدله جهان است (Ashofteh Beyragi *et al*., 2011) که تنش رطوبتی مهم‌ترین عامل محدودکننده تولید آن در سراسر جهان می‌باشد (Boyer and Westgate, 2004). در این راستا، شناسایی صفات مرتبط با تحمل تنش رطوبتی، درک نحوه کنترل ژنتیکی این صفات و ارزیابی پاسخ گیاه به تنش در گزینش ژنوتیپ‌ها و صفات مطلوب مفید می‌باشد (Golabadi *et al*., 2008).

محققین و تولیدکنندگان ذرت، همواره به‌دنبال روش‌هایی برای دستیابی به افزایش عملکرد دانه، کاهش هزینه‌های تولید یا ترکیبی از هر دو هستند (Farnham, 2001) که برای این منظور به‌نژادی گیاهان، همواره مطلوب‌ترین و پایدارترین راه حل بوده است. اولین گام اساسی در هر برنامه به‌نژادی، داشتن اطلاعات ژنتیکی از صفت مورد نظر برای شرایط مختلف محیطی است (Lamkey and Lee, 2005). به‌طوری‌که انتخاب روش به‌نژادی مناسب بستگی به نظام ژنتیکی، نوع عمل ژن‌های کنترل‌کننده یک صفت و نحوه توارث آن‌ها دارد (Zare *et al*., 2008). آگاهی از اطلاعات ژنتیکی راهکار اساسی برای بهبود تحمل به تنش رطوبتی در ذرت می‌باشد (Hussain *et al*., 2014). عملکرد دانه در این گیاه زراعی صفتی کمی است که تحت کنترل تعداد زیادی ژن می‌باشند (Haq *et al*., 2013).

یکی از عوامل اصلی پیشرفت کم در تولید ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا، درک ناکافی ازعمل ژن‌های کنترل‌کننده عملکرد واجزای آنهاست (Roff and Emerson, 2006). به‌نژادگران از روش‌های آماری مختلفی برای ارزیابی اساس ژنتیکی صفات مختلف استفاده می‌کنند (Ashofteh Beiragi *et al*., 2012) که بهترین این روش‌ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی، روش تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها است (Kearsey and Pooni, 1998) که اطلاعات به‌دست آمده از این روش در انتخاب راهبرد به‌نژادی و نحوه گزینش بسیار مهم می‌باشد. در حالی‌که نتایج برخی از پژوهش‌های قبلی(Hinze and Lamkey, 2003) نشان داد که همیشه نمی‌توان اثر اپیستازی را در کنترل صفات ناچیز در نظر گرفت.

میهالجویچ و همکاران (Mihaljevic *et al*., 2005) دریافتندکه اثر اپیستازی برای صفت عملکرد دانه ناچیز بود. این در حالی بود که میهلیف و چرنف (Mihailov and Chernov, 2006) اظهار داشتندکه اثر اپیستازی ژن‌ها در کنترل صفات عملکرد دانه، قطر بلال، تعداد دانه، تعداد بلال،

تعداد روز تا گلدهی و تعداد روز تا رسیدگی دارای اهمیت هستند. اما برای صفات وزن چوب بلال، وزن صددانه، تعداد روز از گرده‌دهی تا ظهورکاکل و طول تاسل اثر افزایشی و اثر غالبیت بیش‌ترین تأثیر را داشتند.

در تحقیقات دیگر نقش بیش‌تر اثر غیر افزایشی (غالبیت، فوق غلبه و اپیستازی) در توارث صفات روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، روز تا گرده‌افشانی، روز تا کاکل‌دهی، ارتفاع بلال و عملکرد دانه گزارش شد (Shahrokhi *et al*., 2013; El-badawy, 2013; Sandeep Kumar *et al*., 2012; Iqbal *et al*., 2010; Hag *et al*., 2010; Sofi *et al*., 2006). در گزارش‌های قبلی دریافتند که اثر غالبیت و فوق غالبیت ژن‌ها برای صفات تعداد روز تا ظهور کاکل، تعداد دانه در هر ردیف بلال، وزن ۱۰۰ دانه، عمق دانه، ارتفاع بلال و عملکرد دانه دارای اهمیت هستند (Hussian *et al*., 2010; Azizi *et al*., 2006; Butruille *et al*., 2004).

در حالیکه در دیگر تحقیقات (Majid *et al*., 2010; Betran *et al*., 2003) به اهمیت اثر افزایشی در توارث عملکرد دانه، اجزای عملکرد، طول بلال، قطر بلال، رطوبت دانه و وزن دانه اظهار شد. شاهرخی و همکاران (Shahrokhi *et al*., 2011) نشان دادندکه برای عملکرد دانه، طول بلال، تعداد دانه در ردیف و تعداد ردیف دانه در بلال واریانس غالبیت مهم‌تر از واریانس افزایشی بود، در حالی‌که برای صفات ارتفاع بلال، ارتفاع گیاه و وزن صد دانه واریانس افزایشی مهم‌تر از واریانس غالبیت بود.

در شرایط نرمال و تنش رطوبتی، برای صفات ارتفاع گیاه، سطح برگ، عملکرد دانه و شاخص برداشت دانه، اثر ژنتیکی افزایشی و غالبیت نسبی و برای صفات دانه در هر ردیف بلال و وزن صد دانه اثر فوق غالبیت گزارش شده است (Hussain *et al.,* 2009). علی و همکاران (Ali *et al.,* 2007)، اهمیت بیشتر اثر افزایشی در کنترل صفات تعداد دانه در بلال و وزن صد دانه و هم‌چنین سهم مؤثر اثر غیر افزایشی در کنترل صفات ارتفاع گیاه، ارتفاع بلال، روز تا کاکل‌دهی و روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی گزارش کردند.

نکته قابل توجه اینست که برخی از پارامترهای ژنتیکی با تغییر شرایط محیطی از جمله تغییر شرایط رطوبتی تغییر می‌کند. مثلا به طورمعمول وراثت‌پذیری صفات در شرایط تنش رطوبتی کمتر از وراثت‌پذیری آنها در شرایط عدم تنش رطوبتی است (Nakhjavan *et al*., 2011). شاید یکی از دلایل کاهش میزان وراثت‌پذیری صفات در شرایط تنش، افزایش نقش واریانس محیطی و کاهش میزان پتانسیل بیان ژنها می‌باشد. دهاندا و ستی (Dhanda and Sethi, 1998) اظهار داشتند که هر دو نوع اثر ژنی افزایشی و غالبیت نقش مهمی در کنترل ژنتیکی صفات مختلف گندم در هر دو شرایط عدم تنش و تنش رطوبتی دارند ولی اهمیت این اثرها برای صفات، در شرایط مختلف رطوبتی متفاوت بود.

این پژوهش جهت تعیین نحوه عمل ژن‌ها، برآورد برخی از پارامترهای ژنتیکی و تعیین تقریبی تعداد ژن‌ها برای عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن در شرایط تنش رطوبتی و با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها در تلاقی دو اینبرد لاین جدید و امیدبخش (P_1) S0200237 و (P_2) ILYH0231 در ذرت، به منظور تعیین راهبرد و روش به‌نژادی برای افزایش پاسخ به گزینش در هر یک از صفات مورد مطالعه انجام شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سه سال در ایستگاه تحقیقات کشاورزی عراقی محله گرگان، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان طول جغرافیایی ۵۴ درجه و ۲۵ دقیقه شرقی وعرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۴۵ دقیقه شمالی و ارتفاع ۵ متر از سطح دریای آزاد و میانگین بارش سالیانه ۴۵۰ میلی‌متر) انجام شد. از تلاقی دو اینبرد لاین امیدبخش (P_1) S0200237 و (P_2) ILYH0231 (جدول ۱)، نسل F_1 در سال ۱۳۹۲ تهیه شد. لازم به ذکر است که مقاومت و حساسیت دو لاین فوق در مقایسه با سایر لاین‌های موجود نسبت تنش‌های مختلف از جمله تنش رطوبتی در آزمایش‌های اولیه ارزیابی شده بود و از بین آنها دو لاین فوق به عنوان والد حساس و متحمل به تنش رطوبتی انتخاب شده بودند.

جدول ۱- خصوصیات اینبرد لاین‌ها والدی

Table 1. Characteristics of parental inbred lines

Parents	والدین	کد لاین Line’s code	پاسخ به تنش رطوبتی Drought response		Maturity / دوره رشد
P_1 (male)	والد پدری	S0200237	Susceptible	حساس	دیررس(۱۱۰-۱۲۰ روز) Late maturity (110-120 days)
P_2 (female)	والد مادری	ILYH0231	Tolerant	متحمل	متوسط رس (۱۰۰-۱۱۰ روز) Medium maturity (100-110 days)

پس از تلاقی والدین در سال اول، کشت والدین و F_1ها در سال دوم، در دو تاریخ کاشت مختلف، جهت تولید F_2ها، BC_1 و BC_2 در سال۱۳۹۳ انجام شد. در ادامه بذور والدین P_1، P_2 و چهار نسل F_1، F_2، BC_1 و BC_2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال ۱۳۹۴ کشت شدند. بذور والدین و هر نسل، با در نظر گرفتن اثر حاشیه در هر بلوک در ردیف‌های ۵ متری به صورت کپه‌ای کشت شد. به‌طوری‌که جهت اطمینان از سبز شدن بذور، در هر کپه دو تا سه بذر کاشته شد و در مرحله سه برگی یک بوته در هر کپه باقی و بوته‌های اضافی تنک شدند.

در هر بلوک فاصله بین ردیف‌ها از یکدیگر ۷۵ سانتی‌متر و فاصله بوته‌ها بر روی ردیف‌ها ۱۷/۵ سانتی‌متر بود. مقدار کود مصرفی در همه

کرت‌ها و برای همه تیمارها یکسان و بر اساس آزمون خاک و توصیه آزمایشگاه خاکشناسی، طبق فرمول کودی ۱۹۲ کیلوگرم نیتروژن از منبع اوره، ۱۳۸ کیلوگرم P_2O_5 از منبع فسفات دی آمونیوم و ۶۰ کیلوگرم پتاسیم از منبع سولفات پتاسیم در هکتار استفاده شد. سامانه آبیاری مزرعه آزمایشی از نوع قطره‌ای نواری بود. نوارهای تیپ به طول ۲۰ متر و در هر ۲۰ سانتی‌متر یک روزنه خروج آب با دبی ۱/۶ لیتر در ساعت در فشار یک بار تعبیه شدند.

برای تعیین حجم آب مورد نیاز در هر بارآبیاری، ازمیزان رطوبت وزنی خاک استفاده گردید. بدین منظور، ۲۴ ساعت پیش از هر آبیاری، با استفاده از دستگاه آگر، از دو عمق خاک مزرعه (۳۰-۰ و ۶۰-۳۰ سانتی‌متر) به‌صورت تصادفی نمونه‌برداری شد و پس از خشکاندن در آن در دمای ۱۰۵ درجه سلسیوس، میزان رطوبت وزنی خاک بعد از ۲۴ ساعت تعیین گردید. بر این اساس، حجم آب مورد نیاز برای آبیاری تا رسیدن رطوبت خاک به حد ظرفیت مزرعه، محاسبه گردید. درصد رطوبت وزنی خاک در شرایط ظرفیت مزرعه از طریق رابطه زیر محاسبه گردید (Micheal and Ojha, 1987).

$$W = [W_t-W_s/W_s]\times100 \qquad (1)$$

که در آن، W، W_t و W_s به‌ترتیب درصد وزنی رطوبت خاک، وزن خاک مرطوب و وزن خاک خشک شده بر حسب گرم می‌باشد. محاسبه میزان آب مورد نیاز در هر بار آبیاری، با استفاده از معادله زیر صورت گرفت.

$$d_g = [(FC-m)\times p_b\times D/I_e)] \qquad (2)$$

که d_g : ارتفاع آب مورد نیاز برای آبیاری برحسب میلی‌متر، FC : حد ظرفیت مزرعه خاک بر حسب درصد وزنی، m : رطوبت وزنی خاک قبل از عمل آبیاری، ρ_b : چگالی ظاهری خاک (۱/۳۵)، D : عمق نمونه‌برداری از خاک و Ie : راندمان آبیاری (۰/۹) است. برای تبدیل عمق آب آبیاری اندازه‌گیری شده در رابطه بالا به حجم آب مورد نیاز (V) یک خط، باید عمق به‌دست آمده را در مساحت یک خط کاشت مورد آبیاری ضرب نمود.

$$V = d_g\times A \qquad (3)$$

که در این رابطه V حجم آب آبیاری مورد نیاز، برای یک خط (بر حسب لیتر)، A مساحت یک خط کاشت (طول خط × عرض خط) و d_g عمق ناخالص آبیاری (بر حسب میلی‌متر) می‌باشد که این حجم به‌دست آمده در کلیه خطوط ضرب شد و حجم آب مورد نیاز برای کل مزرعه به‌دست آمد. حجم آب ورودی به مزرعه (Q) از طریق رابطه زیر بدست آمد:

$$Q = 1.6\times5\times17 = 136 \text{ L/h} \qquad (4)$$

مدت زمان لازم برای آبیاری بر حسب ساعت در روز از طریق رابطه زیر به‌دست آمد.

$$T = [V/Q] \qquad (5)$$

که در این رابطه T : مدت زمان لازم برای آبیاری بر حسب ساعت در روز، V : حجم آب آبیاری مورد نیاز یک خط (لیتر)، Q : دبی ورودی به مزرعه در هر خط (لیتر بر ساعت)

می‌باشد. برای تعیین فاصله آبیاری (F) از رابطه زیر استفاده شد (Micheal and Ojha, 1987).

$$F = [d_g/Et_c-P_e] \quad (6)$$

که در این رابطه Et_c : تبخیر- تعرق حداکثر گیاه (میلی‌متر بر روز) و P_e : باران مؤثر (میلی‌متر) است. که با توجه به این رابطه فواصل آبیاری در طول فصل رشد، بر اساس شرایط آب و هوایی منطقه اوایل رشد هر شش روز و اواخر رشد با شروع بارندگی‌ها هر ۱۲روز یک‌بار تعیین شد و حجم آب ورودی به هر کرت با استفاده از مانومتر و دبی جریان آب اندازه‌گیری شد. پس از تعیین رطوبت ظرفیت زراعی خاک، تنش رطوبتی به صورت ۵۰ درصد آب مورد نیاز برای ظرفیت زراعی اعمال شد (Majid *et al*., 2010). بطوریکه پس از استقرار گیاه‌چه‌ها (مرحله چهار برگی) تنش رطوبتی به صورت تنش کم‌آبیاری و در تمام مراحل رشد ذرت اعمال شد.

پس از حذف اثر حاشیه، نمونه برداری‌ها در دو خط برای F_1، P_1، P_2، BC_1 و BC_2 و در سه خط (به دلیل تنوع بیشتر) برای F_2، در نظر گرفته شد. بطوریکه برای اندازه‌گیری هر صفت تعداد ۱۰ بوته از کلیه نسل‌ها (بجز F_2) و تعداد ۲۰ بوته برای نسل F_2 در هر خط هر تکرار اندازه‌گیری شد که در مجموع تکرارها تعداد ۶۰ برای سایر نسل‌ها بجزء F_2و ۱۸۰ بوته برای نسل F_2 ارزیابی شدند. صفات مورد مطالعه عبارت از: تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، تعداد روز از ظهور کاکل تا رسیدگی فیزیولوژیکی (طول دوره پر شدن دانه)، تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی، ارتفاع بوته تا زیر تاسل (سانتی‌متر)، ارتفاع بلال (سانتی‌متر)، تعداد ردیف دانه در بلال، تعداد دانه در هر ردیف بلال، قطر بلال (میلی‌متر)، قطر چوب بلال (میلی‌متر)، عمق دانه (میلی‌متر)، وزن ۲۵۰ دانه در رطوبت دانه ۱۴ درصد (گرم)، درصد رطوبت دانه در زمان برداشت، درصد چوب بلال، زیست توده بلال در بوته در رطوبت۱۴ درصد (گرم) (از طریق رابطه ۷)، عملکرد دانه در بوته در رطوبت ۱۴ درصد (گرم) و شاخص برداشت بلال در بوته (درصد) بودند.

(7) وزن کل بلال‌های یک بوته × [(۱۰۰-۱۴) / (رطوبت اندازه‌گیری شده-۱۰۰)] = زیست توده بلال در بوته

پس از ارزیابی صفات و بررسی توزیع نرمال بودن باقیمانده داده‌ها، تجزیه واریانس به کمک نرم‌افزار SAS 9.1 برای نسل‌ها انجام شد و با مشاهده تفاوت معنی‌دار در بین نسل‌ها، تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها برای هر یک از صفات از طریق آزمون مقیاس مشترک با استفاده از برنامه‌ای که در نرم‌افزار Minitab نوشته شده بود، هم‌چنین مدل پیشنهادی مَدِر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) بر روی داده‌های حاصل از شش نسل، P_1، P_2، F_1، F_2، BC_1 و BC_2 با استفاده از مدل زیر انجام گرفت.

$$Y = m+\alpha[d]+ \beta[h]+ \alpha^2[i]+2\alpha\beta[j]+ \beta^2[l] \qquad (8)$$

در ایـن رابطـه:Y: میـانگین یـک نسـل، m: میـانگین تمـام نسـل‌ها، [d]: مجمـوع اثـر افزایشی، [h]: مجموع آثار غالبیت، [i]: مجموع آثار متقابل بین آثار افزایشی، [l]: مجموع آثار متقابل بین آثار غالبیت، [j]: مجموع آثار متقابل بـین آثـار افزایشـی و غالبیـت، α، β، α^2، 2αβ و β^2: ضـرایب هـر یـک از پارامترهـای مـدل می‌باشند. ضرایب اجزای ژنتیکی از مَدِر و جینکـز (Mather and Jinks, 1982) گرفته شد. بـرای آزمـون وجـود یـا عـدم وجـود اثـر متقابـل بـین مکان‌هـای ژنـی (اپیسـتازی) ازآزمـون مقیـاس مشـترک اسـتفاده شـد (Kearsey and Pooni, 1998).

بعـد از بدسـت آوردن میـانگین نسـل‌ها، پارامترهای مختلف ژنتیکی بـا استفاده از نسـل‌های P_1، P_2، F_1، F_2، BC_1 و BC_2 و بـا اسـتفاده ازروش حداقل مربعات موازنـه شـده تخمـین زده شـدند. از مدل‌های دو، سه، چهـار، پـنج و شـش پـارامتری در تبیین میانگین‌های مشاهده شـده اسـتفاده گردیـد تـا تعیین شـود کـه کـدام مـدل بـه‌عنوان بهتـرین مـدل می‌توانـد میانگین‌هـا را توجیـه نمایـد. بـرازش تمـام مدل‌ها به‌وسیله آزمـون نیکـویی بـرازش بـر مبنـای توزیـع مربـع کـای (χ^2) بـا چهـار، سـه، دو و یـک درجـه آزادی ارزیـابی شـد. در نهایـت بهتـرین مدل(مـدلی کـه تمـام اجـزای آن معـن‌دار باشـد، خطـای استاندارد آن کم‌تـر و مربـع کـای آن غیـر معنی‌دار باشد). بـرای هـر یـک ازصـفات مشـخص شد. درصد هتروزیس بـا هتـروزیس نسـبی بـر روی میـانگین داده‌هـا و پـس‌روی ژنتیکـی بـا اسـتفاده از روابط پیشـنهادی مَتزینگـر (Matzinger, 1963) و کانـگ (Kang, 1994) محاسـبه گردیـد.

(9) ۱۰۰×[((میانگین والدین) / (میانگین والدین –میانگین نسل F1))] = هتروزیس نسبی نسبت به میانگین والدین

(10) ۱۰۰×[((میانگین والد برتر) / (میانگین والد برتر–میانگین نسل F1))] = هتروزیس نسبی نسبت به میانگین والد برتر

(11) ۱۰۰×[((میانگین نسل F1) / (میانگین نسل F2– میانگین نسل F1))] = پسروی ژنتیکی = ID

اجزای تنوع هر صـفت بـا اسـتفاده از روابـط زیـر محاسبه شدند (Mather and Jinks, 1982).

$$D= 4V_{F2} - 2(V_{BC1} + V_{BC2}) \qquad (12)$$

$$H= 4(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F2} - E_w) \qquad (13)$$

$$E_w= \frac{1}{4} (V_{P1} + V_{P2} + 2V_{F1}) \qquad (14)$$

$$F= (V_{BC2} – V_{BC1}) \qquad (15)$$

وراثت‌پـذیری‌های عمـومی (h^2_b) و خصوصـی (h^2_n) صـفات، بـا اسـتفاده از روش‌هـای زیـر محاسـبه گردیدنـد (Warnner, 1952; Mahmud and Krammer, 1951).

H^2_b = وراثت‌پذیری عمومی = $[(D + H) / (D + H + E_w)] \times 100$ (16)

H^2_n = وراثت‌پذیری خصوصی = $[(D) / (D + H + E_w)] \times 100$ (17)

در این رابطه‌ها، D: واریانس افزایشی، H: واریانس غالبیت و E_w: واریانس محیطی یا جزء غیرژنتیکی واریانس فنوتیپی و F: همبستگی d و h روی تمام مکان‌های ژنی هر یک از صفات مورد مطالعه می‌باشد. متوسط انحرافات غالبیت در مکان‌های ژنی متفاوت و میانگین درجه غالبیت از طریق رابطه $(H/D)^{1/2}$ و $F/(D\times H)^{1/2}$ برآورد و درجه غالبیت (h/d) از نسبت اثر غالبیت به اثر افزایشی بدست آمد (Mather and Jinks, 1982). حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده هر صفت نیز از فرمول‌های متفاوتی که توسط لنده (Lande, 1981) پیشنهاد شده بود بشرح ذیل محاسبه شدند:

$$n = (\bar{P}_2-\bar{P}_1)2 / \{8[(\sigma^2F_2 - 0.5\sigma^2F_1 + 0.25\sigma^2P_1 + 0.25\sigma^2P_2)]\} \quad (18)$$

$$n = (\bar{P}_2-\bar{P}_1)^2 / [8[(\sigma^2BC_1 + \sigma^2BC_2) - (\sigma^2F_1 + 0.5\sigma^2P_1 + 0.5\sigma^2P_2)]\} \quad (19)$$

$$n = (\bar{F}_1-\bar{P}_1)^2 / [4[\sigma^2BC_1 - 0.5(\sigma^2F_1 + \sigma^2P_1)]\} \quad (20)$$

$$n = (\bar{P}_2-\bar{F}_1)^2 / [4[\sigma^2BC_2 - 0.5(\sigma^2F_1 + \sigma^2P_2)]\} \quad (21)$$

$$n = (\bar{P}_2-\bar{F}_1)^2 / [8(\sigma^2F_2 - \sigma^2F_1)] \quad (22)$$

$$n = (\bar{P}_2-\bar{F}_1)^2 / \{8[2\sigma^2F_2 - (\sigma^2BC_1 + \sigma^2BC_2)]\} \quad (23)$$

که در این روابط n: تعداد عوامل یا ژن‌های کنترل کننده هر صفت، و سایر اجزا روابط هم میانگین‌ها و واریانس نسل‌های مختلف می‌باشند.

نتایج و بحث

نتایج نشان داد که بین نسل‌های مختلف از نظر کلیه صفات مورد مطالعه اختلاف معنی‌داری (P<0.05) وجود داشت که این امر امکان انجام تجزیه میانگین نسل‌ها را فراهم کرد (جدول ۲). همچنین نتایج نشان داد که بیشترین میزان هتروزیس مثبت، بترتیب مربوط به صفات زیست توده بلال در بوته و عملکرد دانه در بوته، و بیشترین میزان هتروبلتیوسیس نیز مربوط به زیست توده بلال در بوته و ارتفاع بلال بود (جدول ۲). این نتایج نشان‌دهنده برتری هیبریدهای F_1، در مقایسه با میانگین والدین برای این صفات می‌باشد. از این رو چنین استنباط می‌شود که ایجاد دورگ (هیبرید) موجب بهبود صفات فوق منجمله عملکرد دانه می‌شود. برعکس حالت فوق، درصد چوب بلال بیشترین میزان هتروزیس منفی و هتروبلتیوسیس منفی را داشت که منفی بودن هتروزیس در صفاتی مثل درصد چوب بلال، تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کامل و شاخص برداشت دانه در بوته

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات مختلف برای نسل‌های حاصل از تلاقی ILYH0231 (P_2) × S0200237 (P_1)

Table 2. Analysis of variance for different traits in generations of S0200237 (P_1) × ILYH0231 (P_2) cross

S.O.V.	منبع تغییر	درجه آزادی df.	Mean Squares میانگین مربعات							
			روز از سبز شدن تا ظهور کاکل Days to 50% silking	روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی Days to physiological maturity	دوره پر شدن دانه Grain filling period	ارتفاع بوته Plant height	ارتفاع بلال Ear height	تعداد ردیف دانه در بلال Row number/ear	تعداد دانه در هر ردیف بلال Grain number/row	قطر بلال Ear diameter
Block	بلوک	2	8.39^{ns}	0.39^{ns}	9.39^{ns}	431.51*	17.77^{ns}	0.51^{ns}	7.57^{ns}	2.95^{ns}
Generations	نسل	5	6.66**	2.19**	12.19**	458.53**	335.56**	3.99**	28.38**	52.43**
Error	خطا	10	2.32	0.52	3.79	106.80	95.93	0.31	14.82	1.57
C.V. (%)	درصد ضریب تغییرات	-	3.23	0.62	2.78	4.62	8.41	4.24	13.38	2.82
Heterosis (%)	درصد هتروزیس	-	-2.08	1.44	3.92	5.17	21.19	8.89	17.12	15.90
Heterobeltiosis (%)	درصد هتروبلتیوسیس	-	-5.37	1.44	1.44	-0.90	15.59	4.26	5.53	6.35
Inbreeding depression	پس‌روی ژنتیکی	-	-2.12	0.85	2.83	4.44	15.28	-13.12	19.99	3.42

* و ** : به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.
ns: غیر معنی‌دار

* and ** : Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.
ns: Not- significant

برآورد عمل ژن برای عملکرد دانه و صفات مرتبط...

Table 2. continued

ادامه جدول ۲

S.O.V.	منبع تغییر	درجه آزادی df.	قطر چوب بلال Cob diameter	عمق دانه Grain depth	وزن ۲۵۰ دانه بلال 250 Grain weight	درصد رطوبت دانه Grain moisture content	درصد چوب بلال Cob (%)	زیست توده بلال در بوته Earbiomass/plan	عملکرد دانه در بوته Grain yield/plant	شاخص برداشت Harvest index
			Mean Squares میانگین مربعات							
Block	بلوک	2	0.91^{ns}	1.56^{ns}	118.44^{ns}	10.98^{ns}	1.23^{ns}	221.25^{ns}	847.15^{ns}	109.93^{ns}
Generations	نسل	5	20.88**	25.19**	311.99**	19.22**	9.63**	5491.74**	3008.30**	446.48**
Error	خطا	10	1.25	0.83	9.29	4.03	1.51	323.67	133.56	32.59
CV. (%)	درصد ضریب تغییرات	-	4.14	2.94	3.89	7.66	5.53	12.41	11.69	8.28
Heterosis (%)	درصد هتروزیس	-	15.71	15.99	16.78	7.39	-10.71	59.40	49.30	-4.71
Heterobeltiosis (%)	درصد هتروبلتیوسیس	-	6.71	6.19	-1.71	-1.12	-17.79	17.35	6.06	-10.12
Inbreeding depression	پس‌روی ژنتیکی	-	0.45	4.71	16.30	-7.07	-6.82	26.63	45.75	25.58

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.
ns: غیر معنی‌دار

* and ** : Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.
ns: Not- significant

بیانگر این است که F_1ها (دورگ‌ها) به طرف والد واجد مقدار کم‌تر صفت گرایش داشتند و در نتیجه ایجاد دورگ در این تلاقی، منجر به بهبود این صفات نخواهد شد. در تایید نتایج حاصله، هتروزیس مثبت و قابل توجهی برای عملکرد دانه و برخی از اجزای آن توسط محققین مختلف (Shahrokhi *et al*., 2013; Raghu *et al*., 2012; Jawaharlal *et al*., 2012; Sumalini *et al*., 2011; Bhavana *et al*., 2011; Premalatha *et al*., 2010; Azizi *et al*., 2006) گزارش شده است.

وجود پدیده پس‌روی خویش‌آمیزی منفی در تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، تعداد ردیف دانه در بلال، درصد رطوبت دانه، درصد چوب بلال، مبین وجود پدیده تفکیک متجاوز در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد، نتاج F_2 از نظر فنوتیپی نسبت به دورگ‌های F_1 برترند (جدول ۲). بعبارتی از دیدگاه ژنتیکی، در صورت مطلوب بودن آلل‌های مغلوب، مقدار صفات پس از خویش‌آمیزی افزایش می‌یابد و منجر به منفی شدن مقدار عددی پس‌روی خویش آمیزی خواهد شد (Ishfaq, 2011).

نتایج بیانگر این است که برای صفت عملکرد دانه در بوته هتروزیس قابل توجهی (۴۹/۳۰٪) مشاهده شد و از طرفی دیگر تقریباً معادل این مقدار پس روی ژنتیکی (۴۵/۷۵٪) وجود داشت که در اینجا با توجه به رابطه ۱ انتظار داشتیم که مقدار عددی پس‌روی ژنتیکی مثبت باشد و این بیانگر کاهش پتانسیل رشدی و عملکرد دانه بوته‌های F_2 در مقایسه با بوته‌های F_1 بدلیل انجام عمل خودگشنی اجباری در این گیاه دگرگشن است. در حقیقت ضریب پس‌روی ژنتیکی مثبت به مفهوم وجود پس‌روی ژنتیکی و در نتیجه کاهش میانگین F_2 ها در مقایسه با F_1 ها بود. بعبارتی این پس‌روی مثبت بیانگر این است که میانگین F_1 ها، بیش از میانگین F_2 ها بود که دلیل آنرا می‌توان به آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی ربط مربوط دانست که باعث کاهش عملکرد دانه نتاج، بعلت افزایش هموزیگوتی در نسل در حال تفرق (F_2) شد (Ishfaq, 2011).

نتایج مقایسه میانگین نسل‌های مختلف مبین وجود اختلاف معنی‌دار بین آن‌ها برای صفات مختلف بود (جدول ۳). بطوریکه قرار گرفتن مقادیر نتاج در حد واسط مقادیر دو والد برای تعداد ردیف دانه در بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال و عمق دانه نشانه‌دهنده نقش اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات بود. بنابراین در ارتباط با این صفات روش به‌نژادی مبتنی بر گزینش در نسل‌های اولیه ممکن است منتج به پاسخ به گزینش مطلوبی در آینده شود.

برای تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کامل، ارتفاع بوته، وزن ۲۵۰ دانه، درصد رطوبت دانه، درصد چوب بلال و شاخص برداشت دانه در بوته، نیز میانگین صفات در F_1 ها به یکی از والدین نزدیک بود که این وضعیت حاکی از تاثیر غالبیت نسبی و یا غالبیت کامل در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد. در صفات تعداد روز از ظهور

جدول ۳- مقایسه میانگین برای صفات مختلف در نسل‌های حاصل از تلاقی دو والد (P_1) S0200237× (P_2) ILYH0231 .

Table 3. Mean comparison for different traits in generations of S0200237 (P_1) × ILYH0231 (P_2) cross

نسل Generation	تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل Days to 50% silking	تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی Days to physiological maturity	دوره پر شدن دانه Grain filling period	ارتفاع بوته (سانتی‌متر) Plant height (cm)	ارتفاع بلال (سانتی‌متر) Ear height (cm)	تعداد ردیف دانه در بلال Row number/ear	تعداد دانه در هر ردیف بلال Grain number/row	قطر بلال (میلی‌متر) Ear diameter (mm)
P_1	46.33b ±0.11	116b ±0.18	69.67ab ±0.32	203.93c ±2.23	102.06c ±1.44	11.47d ±0.02	24.66b ±1.36	39.23e ±0.08
P_2	49.67 a ±0.55	116b ±0.02	66.33b ±0.18	230.53ab ±0.83	112.47abc ±0.38	12.53c ±0.02	30.74ab ±0.69	44.56cd ±0.41
F_1	47ab ±0.18	117.67a ±0.11	70.67a ±0.21	228.47ab ±4.81	130a ±2.37	12.06bc ±0.04	32.44a ±0.23	40.42ab ±0.20
F_2	48ab ±0.02	116.67ab ±0.11	68.67ab ±0.18	218.33bc ±0.53	110.13bc ±1.89	14.80a ±0.17	25.96ab ±0.34	45.79bc ±0.18
BC_1	45.33b ±0.46	117.33ab ±0.21	72 a ±0.28	221.40abc ±0.81	117abc ±2.21	12.80c ±0.07	27.84ab ±0.24	42.93d ±0.12
BC_2	47ab ±0.32	118a ±0.02	71a ±0.36	240.13a ±1.58	127.06ab ±0.49	13.93ab ±0.18	30.82ab ±0.41	49.18a ±0.31

میانگین‌های، در هر ستون، دارای حروف مشابه بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter (s) are not significantly different at the 5% probability level- Using Duncan s Multiple Range Test.

Table 3. Continued. ادامه جدول ۳

نسل Generation	قطر چوب بلال (میلی‌متر) Cob diameter (mm)	عمق دانه (میلی‌متر) Grain depth (mm)	وزن ۲۵۰ دانه (گرم) 250- Grain weight (g)	درصد رطوبت دانه Grain moisture control (%)	درصد چوب بلال Cob (%)	زیست توده بلال در بوته (گرم) Ear-biomass/plant (g)	عملکرد دانه در بوته (گرم) Grain yield/plant (g)	شاخص برداشت (درصد) Harvest Index (%)
P_1	24.71 d ±0.19	28.88d ±0.17	63.46c ±1.13	22.47c ±0.33	24.84a ±0.44	76.91d ±1.98	54.65 c ±0.87	71.09a±0.72
P_2	26.89bc ±0.24	31.14c ±0.29	92.87 a ±0.77	26.70ab ±0.14	20.90b ±0.08	162.81ab ±21.02	129.86a±14.73	80.20 a±2.21
F_1	25.69ab ±0.18	30.07ab ±0.11	91.28 a ±0.16	26.40ab ±0.11	20.42b ±0.06	191.06a ±7.58	137.74a±6.84	72.08a±1.90
F_2	28.56 ab ±0.19	31.51bc ±0.08	76.40b ±0.61	28.27a ±0.56	21.81b ±0.22	140.18 bc ±8.13	74.72 c ±1.56	53.65b ±3.22
BC_1	25.22c ±0.10	30.32c ±0.07	69.15bc ±0.98	24.17bc ±0.66	19.74b ±0.15	117.77c ±4.09	96.90b ±9.72	81.90 a±5.55
BC_2	29.81a ±0.26	34.28 a ±0.23	91.71 a ±2.48	29.27a ±0.39	21.05b ±0.14	181.24a ±5.21	99.32 b ±11.99	54.77b±6.38

میانگین‌های، در هر ستون، دارای حروف مشابه بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter (s) are not significantly different at the 5% probability level- Using Duncan s Multiple Range Test.

کاکل تا رسیدن فیزیولوژیکی، تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی، ارتفاع بلال، تعداد دانه در هر ردیف بلال، زیست توده بلال در بوته و عملکرد دانه در بوته، میانگین F_1 حاصل از تلاقی دو والد، از حد واسط دو والد بزرگ‌تر می‌باشند که می‌تواند نشانه وجود آثار فوق غالبیت در کنترل این صفات باشد. این نتایج مشابه یافته‌های ایشفق (Ishfaq, 2011) بود. واتو و همکاران (Wattoo *et al* ., 2009) و حق و همکاران (Haq *et al.,* 2010) در تحقیقات خود نشان دادند که اثر غالبیت و فوق غالبیت ژن‌ها برای صفات روز تا ظهور کاکل، تعداد دانه در هر ردیف بلال، وزن ۱۰۰ دانه، ارتفاع بلال و عملکرد دانه دارای اهمیت هستند. از این‌رو چنین استنباط می‌شود که در این صفات، روش به‌نژادی مبتنی بر ایجاد دورگ‌گیری می‌تواند جهت بهبود صفات و در نهایت عملکرد دانه مؤثر باشد.

نتایج این تحقیق با یافته‌های سینگ و روی (Singh and Roy, 2007)، حق و همکاران (Haq *et al.,* 2013; Haq *et al.,* 2010)، جباراج و همکاران (Jebaraj *et al*., 2010)، سوفی و همکاران (Sofi *et al*., 2006) و خدارحم‌پور (Khodarahmpour, 2011) مبنی بر سهم اثر غیرآللی در کنترل ژنتیکی برخی صفات در ذرت تطابق دارد. نکته قابل توجه در مورد صفات تعداد روز از از ظهور کاکل تا رسیدن فیزیولوژیکی، روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال، تعداد دانه در هر ردیف بلال، وزن ۲۵۰ دانه، زیست توده بلال در بوته، عملکرد دانه در بوته و شاخص برداشت این است که میانگین هیبریدهای F_1 بیش‌تر از جمعیت‌های F_2 می‌باشد. دلیل این وضعیت را می‌توان به آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی ربط داد که باعث کاهش نمود نتاج تولیدی در اثر افزایش هموزیگوتی در نسل‌های در حال تفرق (F_2) شد.

ال باداوی و همکاران (El- Bodawy and El, 2012)، هتروزیس و هتروبلتیوسیس معنی‌دار و هم‌چنین پس‌روی خویش‌آمیزی را برای عملکرد و اجزای عملکرد دانه گزارش کردند. برای صفات تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، درصد رطوبت دانه، درصد چوب بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال و عمق دانه پدیده تفکیک متجاوز مشاهده گردید که مبین وجود نتاج F_2 برتر از والدین و نقش مؤثر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات است و می‌توان این صفات را از طریق خودگشنی و گزینش تثبیت کرد.

میزان خطای معیار در هر نسل‌های مختلف معرف تفاوت افراد مختلف در داخل هر نسل می‌باشد. طبق نتایج (جدول ۴)، آزمون مربع کای (χ^2) در تمامی مدل‌ها برای تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی، عمق دانه و درصد چوب بلال معنی‌دار شد که در نهایت مدل شش پارامتری برای این صفات انتخاب شد که این امر با توجه به پلی ژنی بودن صفات قابل توجیه می‌باشد. در حقیقت نمی‌توان از مدل شش پارامتری در این صفات جهت تعیین دقت

جدول ۴- برآورد اجزای ژنتیکی میانگین برای صفات مختلف در نسل‌های حاصل از تلاقی S0200237 (P_1) ×ILYH0231 (P_2).

Table 4. Estimation of genetic parameters for different traits in generations of S0200237 (P_1) × ILYH0231 (P_2) cross

		Genetic parameters اجزای ژنتیکی						
Trait	صفت	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	$\chi 2$
Days to 50% silking	تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل	55.33±1.12**	-1.66±0.25*	-21±3.39*	-7.33±1.06*	-	12.67±2.28*	0.00
Grain filling period	دوره پر شدن دانه	56.92±1.17**	1.58±0.17*	33.23±3.12*	11.03±1.15*	-	-19.49±2.02*	1.81^{ns}
Days to physiological maturity	تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی	112±0.6 ^{ns}	3.19±0.09*	13±1.55*	4±0.59*	-1.33±0.46*	-7.33±0.99*	0.00
Plant height	ارتفاع بوته	170.60±4.1**	-14.9±0.99**	133.07±12.37*	45.35±3.74*	-	-75.20±12.11*	6.49^{ns}
Ear height	ارتفاع بلال	51.29±7.84*	-5.68±0.71*	156.65±16.52*	55.56±7.91*	-	-77.94±9.83*	4.15^{ns}
Row number/ear	تعداد ردیف دانه در بلال	16.03±0.26**	-0.53±0.01**	-2.97±0.27*	-4.03±0.26**	-1.96±0.33*	-	5.43^{ns}
Grain number/row	تعداد دانه در هر ردیف بلال	14.21±1.82*	-3±0.4*	28.76±4.53*	13.51±1.63*	-	-10.52±2.81*	0.00
Ear diameter	قطر بلال	40.91±0.21^{ns}	-3.68±0.21**	13.58±0.82**	-7.07±0.76*	-4.78±0.72*	-	1.17^{ns}
Cob diameter	قطر چوب بلال	28.31±0.39^{ns}	-2.08±0.15**	0.34±0.51*	-3.54±0.43*	-5.25±0.54*	-	0.60^{ns}
Grain depth	عمق دانه	25.36±0.16**	-2.63±0.17**	16.90±1.67**	3.15±0.85*	-2.65±0.59*	-9.19±1.09*	0.00
250- grain weight	وزن ۲۵۰ دانه	61.49±1.19**	-14.7±0.68**	29.79±1.23**	16.66±1.39*	-16.06±4.10*	-	0.00
Cob percent	درصد چوب بلال	28.53±0.98**	1.97±0.22*	-18.76±2.21*	-5.66±0.95*	-6.53±0.61*	10.65±1.27*	0.00
Grain moisture content	درصد رطوبت دانه	29.91±0.91**	-2.12±0.18*	-3.51±0.93*	-5.33±0.94*	-5.76±1.45*	-	0.11^{ns}
Ear biomass/ plant	زیست توده بلال در بوته	91.59±15.8*	-44.16±9.58*	100.10±21.40*	29.50±20.45*	-38.16±22.57*	-	0.07^{ns}
Grain yield/plant	عملکرد دانه در بوته	11.24±7.43*	-38.27±7.19*	127.06±13.79*	81.68±10.15*	74.11±32.90*	-	0.15^{ns}
Harvest index (%)	شاخص برداشت	37.29±6.38**	-4.61±1.16**	34.99±7.23**	38.43±6.51**	65.67±16.92**	-	1.00^{ns}

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns: غیر معنی‌دار

* and ** : Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.
ns: Not- significant

[m]: میانگین؛ [d]: مجمع اثرهای افزایشی؛ [h]: مجموع اثرهای غالبیت؛ [i]: مجموع اثرمتقابل بین اثرهای افزایشی؛[j]: مجموع اثر متقابل بین اثرهای افزایشی و غالبیت؛ [l]: مجموع اثر متقابل بین اثرهای غالبیت و $\chi 2$:آزمون کای‌مربع.

[m]= midparent value; [d] = pooled additive effects; [h] = pooled dominance effects; [i] = pooled interactions between additive effects; [j] = pooled interactions between additive and dominance effects; [l] = pooled interactions between dominance effects.

مدل و معنی‌داری یا غیر معنی‌داری مربع کای استفاده نمود. در واقع جهت ارزیابی این مدل نیاز به نسل‌های بیشتری می‌باشد چراکه درجه آزادی مربع کای صفر(df: 6-6=0) است و نمی‌توان نیکویی برازش مدل را آزمون کرد. بنابراین پیشنهاد می‌شود از نسل‌های پیشرفته‌تر و در نتیجه از مدل‌هایی با تعداد پارامتر بیشتر استفاده گردد تا چنانچه اثر متقابل سه‌گانه‌ای وجود داشته باشد، آشکار گردد.

در این تلاقی معنی‌دار بودن اثر [m] در کلیه صفات نشان‌دهنده وجود ژنطهای مشترك و اختلاف معنی‌دار بین دو والد بود. معنی‌دار شدن پارامتر [d]، برای کلیه صفات، نشان‌دهنده سهم مؤثر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات و منفی بودن علامت آن در بیشتر صفات، نشان‌دهنده آنست که والد P_2، والد برتر و بیشترین تعداد ژن را برای بهبود صفات دارد. معنی‌دار شدن اثر غالبیت [h]، برای کلیه صفات، نشان‌دهنده سهم اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی صفات و علامت منفی این پارامتر حاکی از غالبیت نسبی در جهت کاهش صفات می‌باشد (Mather and Jinks, 1982) که نتایج حاصله با نتایج پژوهش حق و همکاران (Haq *et al.*, 2013) موافقت داشت.

طبق نتایج (جدول ۴) برای کلیه صفات اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی یعنی [i] معنی‌دار بود و این بیانگر آنست که این نوع اپیستازی نقش مهمی در توارث این صفات ایفا می‌کند. این نوع اپیستازی به‌وسیله گزینش در شرایط خودگشنی قابل تثبیت می‌باشد. بنابراین می‌توان گزینش را در نسل‌های اولیه انجام داد. علامت مثبت و منفی این پارامتر بترتیب نشانی از تجمع یا پراکندگی آلل‌ها در والدین است.

معنی‌دار شدن اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت [j] در بیشتر صفات مورد بررسی نشان‌دهنده آنست که این نوع اپیستازی به‌وسیله گزینش در شرایط خودگشنی (به ویژه در نسل‌های اولیه در حال تفرق) قابل تثبیت نیست و گزینش تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی بایستی به تأخیر می‌افتد و در مورد این صفات گزینش در خصوص [j] نباید صورت پذیرد (Ghannadha, 2005).

علامت منفی پارامتر [j] بستگی به جایگاه والدین دارد و با عوض شدن جای والدین، علامت آن نیز تغییر خواهد کرد که بیانگر آنست که ژن‌ها با اثر افزاینده مغلوب هستند، ولی علامت سایر پارامترها بدون تغییر باقی می‌ماند. معنی‌دار نبودن اثر [j] برای صفات تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، تعداد روز از ظهور کاکل تا رسیدن فیزیولوژیکی، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال و تعداد دانه در هر ردیف بلال ممکن است به‌علت خنثی کردن اثر مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت باشد که امکان گزینش موفقیت‌آمیز گیاهان برای صفات را فراهم می‌آورد (Ghaed Rahmat *et al*., 2007).

معنی‌دار نبودن اثر اپیستازی [i] و [j] در برخی از صفات نشان‌دهنده عدم تأثیر اپیستازی و به‌ویژه اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات بود.

علامت مخالف اثر افزایشی [d] و اثر متقابل افزایشی × افزایشی [i] برای برخی صفات مورد بررسی در این پژوهش نمایانگر ماهیت متضاد اثر متقابل و همچنین نشان‌دهنده خاصیت کاهندگی اثر ژنتیکی افزایشی در کنترل این صفات است. علامت منفی پارامتر [l] نشانی از غالبیت دو جهته و مبین آنست که غالبیت برخی مکان‌های ژنی در جهت کاهش اندازه صفات می‌باشد. علامت مخالف اثر غالبیت [h] و اپیستازی غالبیت × غالبیت [l] برای کلیه صفات دلیلی بر وجود اپیستازی دوگانه است و واریانس صفت برای نسل‌ها و جمعیت‌های در حال تفرق کاهش می‌یابد. این نوع اپیستازی در جهت گزینش گیاهان مطلوب مشکل ایجاد می‌کند و روند به‌نژادی را کند می‌کند و گزینش تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی بایستی به تأخیر افتد.

دُری و همکاران (Dorri *et al.*, 2014) و زارع و همکاران (Zare *et al.*, 2010) نتایج مشابهی را در مطالعات خود گزارش کردند. برعکس، اثر متقابل مکمل، در مواردی که اجزای غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت × غالبیت [l] معنی‌دار بودند و دارای علامت یکسان، در مورد هیچ‌یک از صفات مورد بررسی مشاهده نشد که واریانس صفت برای نسل‌ها و جمعیت‌های در حال تفرق افزایش یابد. این اثر متقابل در گزینش گیاهان مطلوب مشکل ایجاد نمی‌کند (Mather and Jinks, 1982).

اجزاء تنوع صفات مختلف در جدول ۵ ارائه شده است. در بیشتر صفات مقدار پارامتر F مثبت بود که بیانگر غالبیت آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر بر آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر بود. بعبارت دیگر برتری ژن‌های مسئول این صفات در جهت افزایش مقدار این صفات بود و کمتر از یک بودن این پارامتر به مفهوم عدم وجود واریانس غالبیت و فوق‌غالبیت نیست بلکه پراکندگی آلل‌های غالب در والدین صورت گرفت (Dorri *et al.*, 2014). مقدار این پارامتر اگر صفر (یا نزدیک به صفر) باشد نشان‌دهنده آنست که غالبیت وجود ندارد و یا اینکه غالبیت جهت‌دار نمی‌باشد (غالبیت در مکان‌های ژنی مختلف مشابه نیست) و ژن‌های غالب بیشتر در والدی هستند که مقدار بیشتری را از لحاظ صفت اندازه‌گیری شده (نسبت به والد دیگر) دارا می‌باشد (Roy, 2000).

متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در صفات تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، تعداد روز از ظهور کاکل تا رسیدن فیزیولوژیکی، روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال، تعداد دانه در هر ردیف بلال، وزن ۲۵۰ دانه، درصد چوب بلال، درصد رطوبت دانه، زیست توده بلال در بوته، عملکرد دانه در بوته و شاخص برداشت بیشتر از یک می‌باشد که نشان‌دهنده اهمیت اثر فوق‌غالبیت و سهم بیشتر اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی و توارث این صفات می‌باشد. این در حالیست که طاهری طریق و همکاران

جدول ۵- اجزای واریانس برای صفات مختلف در نسل‌های حاصل از تلاقی (P1) S0200237 ×(P2) ILYH0231

Table 5. Variance components for different traits in generations of S0200237 (P_1) × ILYH0231 (P_2) cross

		Variance components اجزای واریانس						
Trait	صفت	D	H	F	E_W	$(H/D)^{1/2}$	$F/(H×D)^{1/2}$	(h/d)
Days to 50% silking	تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل	18.62	25.62	-3.33	2.92	1.17	-0.15	12.6
Grain filling period	دوره پر شدن دانه	8.68	14.71	1.66	1.66	0.14	1.30	21.03
Days to physiological maturity	تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی	1.36	2.37	-1.32	0.42	1.32	-0.73	4.07
Plant height	ارتفاع بوته	154.53	1214.29	54.97	389.17	2.80	0.13	-8.88
Ear height	ارتفاع بلال	120.59	217.15	-139.79	101.25	1.34	-0.86	-27.57
Row number/ear	تعداد ردیف دانه در بلال	1.09	1.04	0.8	0.03	0.97	0.76	5.60
Grain number/row	تعداد دانه در هر ردیف بلال	0.1	59.52	3.25	18.25	24.39	1.33	-9.58
Ear diameter	قطر بلال	3.11	2.29	2.49	1.92	0.86	0.93	-3.69
Cob diameter	قطر چوب بلال	0.41	0.34	0.28	1.18	0.91	0.57	-0.16
Grain depth	عمق دانه	2.66	1.98	1.41	1.04	0.86	0.61	-6.42
250- grain weight	وزن ۲۵۰ دانه	384.95	756.65	155.94	14.42	1.40	0.29	-2.02
Cob percent	درصد چوب بلال	3.02	6.77	-0.05	1.56	1.50	-0.01	-9.52
Grain moisture content	درصد رطوبت دانه	1.88	28.98	-8.42	1.11	3.92	-1.14	1.65
Ear biomass/ plant	زیست توده بلال در بوته	530.18	1949.18	31.27	420.53	1.91	0.03	-2.27
Grain yield/plant	عملکرد دانه در بوته	1399.88	1895.27	147.66	233.39	1.16	0.09	-3.33
Harvest index (%)	شاخص برداشت	304.98	696.47	29.66	9.46	1.51	0.06	-7.59

D: جز افزایشی، H: جز غالبیت، F: همبستگی افزایشی – غالبیت، Ew: جز غیر ژنتیکی (محیطی)، $(H/D)^{1/2}$: نسبت غالبیت، $F/(H×D)^{1/2}$: انحراف از غالبیت و h/d: درجه غالبیت.

D: Additive variance, H: Dominance variance, F: Correlation between D and H on all loci for any trait, V_E : Environmental variance or Non-genetic variance, $(H/D)^{½}$: Dominance ratio, $(F/ (H×D)^{1/2})$: Deviation from dominance, and h/d: dominance degree.

(Taheri- Tarigh *et al.,* 2011) و شیری و همکاران (Shiri *et al.,* 2015) نشان دادند که در کنترل عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن، علاوه بر اثر غیرافزایشی، اثر افزایشی هم نقش دارد. زارع و همکاران (Zare *et al.,* 2011) در مطالعات خود اهمیت بیشتر اثر غیر افزایشی را در کلیه صفات مورد مطالعه به‌غیر از طول بلال گزارش کردند. هنگامیکه متوسط غالبیت ژنی برای صفتی یک و نزدیک به یک باشد، بیانگر غالبیت کامل آن صفت می‌باشد. نتایج این پژوهش، در خصوص اهمیت اثر فوق غالبیت و غیر افزایشی در کنترل صفات فوق‌الذکر، با مطالعات دیگر محققین (Haq *et al.,* 2013; Haq *et al.,* 2010) تطابق دارد.

برای تعداد ردیف دانه در بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال و عمق دانه که متوسط غالبیت ژنی کوچکتر از یک بود نشان‌دهنده اهمیت غالبیت نسبی در کنترل این صفات بود که در تطابق با مقادیر مربوط به واریانس افزایشی و غالبیت بود. زیرا برای این صفات مقدار واریانس افزایشی بیش‌تر از واریانس غالبیت بود. در بیشتر صفات مورد بررسی در این پژوهش قدر مطلق انحراف از غالبیت $F/(H×D)^{1/2}$ کوچک‌تر از یک (و یا صفر) بود که نشان‌دهنده متفاوت بودن در علامت و بزرگی اثر ژن‌های کنترل‌کننده این صفات در مکان‌های ژنی مختلف بود و آلل‌های غالب در هر دو والد پراکنده شده‌اند. در این حالت مقدار نسبت h/d کاهش یا افزایش پیدا می‌کند و این نسبت نمی‌تواند برآورد خوبی از غالبیت باشد بنابراین $(H/D)^{1/2}$ متوسط غالبیت را نشان می‌دهد (Mather and Jinks, 1982).

ممکن است درجه غالبیت به‌دلیل غیر جهت‌دار بودن یا متفاوت بودن علامت غالبیت ژن‌های کنترل‌کننده در مکان‌های ژنی مختلف (در نتیجه کوچک شدن بخش h) بسیار کوچک و به‌علت نحوه توزیع ژن‌های افزاینده و کاهنده صفت بین والدین و حذف اثر یکدیگر (در نتیجه کوچک شدن بخش d) بسیار بزرگ باشد که برای تعیین عمل ژن اعتبار کافی ندارد (بخصوص وقتی بیش از یک ژن صفتی را کنترل کند). به‌همین دلیل از متوسط غالبیت ژنی که اهمیت واریانس غالبیت را نشان می‌دهد برای تعیین عمل ژن و برآورد غالبیت متوسط استفاده می‌شود (Mather and Jinks, 1982). در بیشتر صفات مورد بررسی در این پژوهش درجه غالبیت (h/d) و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ بزرگتر از یک بود که بیانگر سهم اثر غالبیت و فوق‌غالبیت در کنترل صفات مورد نظر بود که در توافق با وراثت‌پذیری خصوصی پایین برای آن صفات بود.

در خصوص تعداد ردیف دانه در بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال و عمق دانه که واریانس افزایشی [D] بزرگتر از واریانس غالبیت [H] بود و با توجه به اینکه متوسط غالبیت ژنی در این صفات کمتر از یک بود نشان‌دهنده غالبیت نسبی و سهم مؤثر اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفات مورد نظر نسبت به اثر غیر افزایشی

می‌باشد. زارع و همکاران (Zare *et al.,* 2008) در مطالعات خود اثر فوق غالبیت را در کنترل عمق دانه گزارش کردند.

در خصوص صفاتی که واریانس غالبیت [H] بزرگتر از واریانس افزایشی [D] بود (شامل بقیه صفات بجز صفات فوق‌الذکر) با توجه به اینکه متوسط غالبیت ژنی بزرگتر از یک بود و با توجه به تفاوت قابل توجه وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی که ناشی از نقش بیشتر واریانس غالبیت می‌باشد، انتخاب در نسل‌های اولیه مشکل می‌باشد، تلاقی دو والد به‌همراه گزینش دوره‌ای یا تلاقی دی‌آلل جهت یافتن والدین برتر در نسل‌های بعدی قابل توصیه است. ضمن اینکه جهت نیل به اهداف به‌نژادی مورد نظر برای صفات فوق‌الذکر، دورگ‌گیری روش مؤثرتر از انتخاب خواهد بود. کومار و گوپتا (Kumar and Gupta, 2003) درتجزیه ژنتیکی برای تعداد روز تا ظهورگل تاجی، ارتفاع بوته، طول بلال و عملکرد دانه دریافتندکه اجزای واریانس غالبیت و افزایشی نقش مهم ومعنی‌داری درکنترل کلیه صفات به جز عملکرد دانه داشتند.

برآورد حداقل تعداد ژن کنترل‌کننده برای هر صفت بر اساس فرمول‌های مختلف و وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مختلف در جدول ۶ ارائه شده است. با انحراف از فرضیه‌های تعداد ژن، برآورد تعداد ژن‌های در حال تفرق از میزان واقعی تفاوت خواهد داشت. در برخی از روش‌ها به‌دلیل اینکه تعدادی از فرضیات صادق نیستند (خصوصاً تمام عوامل دارای اثر مساوی باشند) برآورد تعداد فاکتور مؤثر در حال تفرق قابل توصیه نمی‌باشد(Lande, 1981). این برآوردها در (جدول ۶) با خط تیره نشان داده شده‌اند. حداقل تعداد ژن کنترل‌کننده صفات در دامنه ۷/۰۵ - ۰/۰۹ برآورد گردید.

تفاوت کم وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی از یکدیگر برای صفات بیانگر اهمیت نسبتاً زیاد اثر افزایشی ژن‌ها و تفاوت زیاد برآورد آنها برای صفات نشان‌دهنده سهم بیشتر اثر غیر افزایشی ژن‌ها و وجود فوق‌غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد که با نتیجه حاصل از درجه غالبیت مطابقت داشت. در این تلاقی صفات تعداد ردیف دانه در بلال و زیست توده بلال در بوته بترتیب با ۸۸/۶۰ و ۸۵/۵۰ دارای بیشترین وراثت‌پذیری عمومی بودند (جدول ۶). وراثت‌پذیری خصوصی نیز بیشترین مقدار را برای صفات تعداد ردیف دانه در بلال و قطر بلال و کمترین مقدار را برای صفت تعداد دانه در هر ردیف بلال نشان داد.

بالا بودن وراثت‌پذیری عمومی احتمالاً معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و هم‌چنین ادغام اثر متقابل ژنوتیپ × محیط در جامعه مورد نظراست .بر این اساس می‌توان اظهار داشت که هر چقدر میزان وراث‌پذیری صفتی بالاتر باشد، بیشتر تحت تأثیر و کنترل عوامل ژنتیکی بوده و باعث تنوع ژنتیکی بیشتری می‌شود و این نشان‌دهنده آنست

جدول ۶- برآورد تعداد ژن و وراثت‌پذیری برای صفات مختلف در نسل‌های حاصل از تلاقی S0200237 (P_1) × ILYH0231 (P_2)

Table 6. Estimation of number of genes and heritability for different traits in genetations of S0200237 (P_1) × ILYH0231 (P_2) cross

Trait	صفت	* حداقل تعداد ژن *Minimumnumber of genes						وراثت‌پذیری Heritability	
		18	19	20	21	22	23	عمومی Broad sense heritability (H_b)	خصوصی Narrow sense heritability (H_n)
Days to 50% silking	تعداد روز از سبز شدن تا ظهور کاکل	2.72	0.10	1.50	-	-	-	80.8	39.5
Grain filling period	دوره پر شدن دانه	1.04	0.97	0.15	1.65	-	-	81.4	34.7
Days to physiological maturity	تعداد روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژیکی	0	0.29	–	–	3.47	–	79.9	32.8
Plant height	ارتفاع بوته	–	2.12	0.05	0	1.34	–	77.9	8.8
Ear height	ارتفاع بلال	0.34	0.28	2.77	–	–	0.64	76.9	27.5
Row number/ear	تعداد ردیف دانه در بلال	0.17	–	0.34	0.08	0.05	0.07	88.6	50.4
Grain number/row	تعداد دانه در هر ردیف بلال	0.23	0.09	0.98	–	0.19	6.76	76.6	0.13
Ear diameter	قطر بلال	0.17	0.64	0.10	–	–	0.67	73.8	42.5
Cob diameter	قطر چوب بلال	1.71	0.89	0	1.24	0.92	–	68.9	21.2
Grain depth	عمق دانه	1.05	0.59	0.18	0.85	0.18	–	78.7	36.8
250- grain weight	وزن ۲۵۰ دانه	4.37	2.01	0.16	0	0.03	0	82.2	33.3
Cob percent	درصد چوب بلال	0.22	0	0.86	1.01	0	2.01	77.3	26.6
Grain moisture content	درصد رطوبت دانه	0.68	0.77	3.38	0.13	0.02	1.02	78.5	5.88
Ear biomass/ plant	زیست توده بلال در بوته	0	0.29	–	–	3.47	–	85.5	18.28
Grain yield/plant	عملکرد دانه در بوته	7.05	1.02	1.52	2.44	–	–	82.9	39.67
Harvest index (%)	شاخص برداشت	0.35	3.10	0.49	0.15	2.41	–	84.06	30.17

*: حداقل تعداد ژن بر اساس فرمول ۱۸ تا ۲۳ در مواد و روش‌ها برآورد گردید.

*: Minimum number of genes were estimated using 18-23 formulas in Materials and Methods.

که نرخ نسبی انتقال صفات از والدین به نتاج بالا می‌باشد. اگر چه وراثت‌پذیری عمومی به خوبی وراثت‌پذیری خصوصی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید، اما بالا بودن مقدار آن معرف انتقال نسبی بهتر صفات از والدین به نتاج می‌باشد (Golabadi *et al.,* 2008).

سرعت پیشرفت به‌نژادی صفت در گزینش بستگی به وراثت‌پذیری خصوصی دارد و وراثت‌پذیری خصوصی بالا می‌تواند گزینش برای مقاومت بالا را تسریع کند. البته وراثت‌پذیری خصوصی پایین در اکثر صفات این پژوهش نشان می‌دهد که گزینش در نسل‌های اولیه به‌نژادی به‌منظور بهبود این صفات بازده ژنتیکی مطلوبی ندارد و بهتر است به نسل‌های پیشرفته‌تر موکول شود تا همراه با افزایش سهم اثر افزایشی ژن‌ها بازده ژنتیکی گزینش نیز بالا رود.

بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که برای صفات تعداد ردیف دانه در بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال و عمق دانه (جدول ۶) که وراثت‌پذیری خصوصی بالایی دارند، انتخاب در نسل‌های اولیه می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد. پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی در بیشتر صفات مورد بررسی می‌تواند به‌علت بیشتر بودن سهم اثر غیر افزایشی ژن‌ها نسبت به افزایشی در کنترل صفات مورد مطالعه باشد. ضمن اینکه پایین بودن نسبی این برآوردها سبب خواهد شد که گزینش در نسل‌های در حال تفکیک از موفقیت چندانی برخوردار نباشد. بنابراین باید گزینش را تا نسل‌های پیشرفته به‌نژادی به تأخیر انداخت.

به‌طور کلی، گزینش برای صفات مرتبط با عملکرد دانه با وراثت‌پذیری خصوصی بالا در نسل‌های اولیه ازجمله گزینش برای تعداد ردیف دانه در بلال و قطر بلال منجر به بهبود عملکرد دانه در نسل‌های پیشرفته‌تر خواهد شد. همچنین انتخاب در نسل‌های اولیه برای کاهش درصد چوب بلال، البته تا حدی که منجر به کاهش معنی‌دار وزن کلی بلال نشود، منجر به افزایش شاخص برداشت بلال و در نتیجه بهبود عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی خواهد شد.

References

Ali, G., Rather, A. C., Ishfaq, A., Dar, S. A., Wani, S., and Khan, M. N. 2007. Gene action for grain yield and its attributes in maize (*Zea mays* L.). International Journal of Agricultural Science 3: 278.

Ashofteh Beiragi, M., Sar, B. A. S., Geive, H. S., Alhossini, M. N., and Rahmani, A. 2012. Application of the multivariate analysis method for some traits in maize. African Journal of Agricultural Research 7: 1524-1533.

Ashofteh Beiragi, M., Ebrahimi, M., Mostafavi, Kh., Golbashy, M., and Khavari Khorasani, S. 2011a. A study of morphological basis of corn (*Zea mays* L.) yield under drought stress condition using correlation and path coefficient analysis. Journal of Cereals and Oilseeds 2: 32-37.

Azizi, F., Rezai, A. M., and Saeidi, G. 2006. Generation mean analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. Journal of Agricultural Science and Technology 8: 153-169.

Betran, F. J., Ribaut, J. M., Beck, D., and Gonzalez de Leon, D. 2003. Genetic diversity, specific combining ability and heterosis in tropical maize under stress and non-stress environments. Crop Science 43: 797-806.

Bhavana, P., Singh, R. P., and Gadag, R. N. 2011. Gene action and heterosis for yield and yield components in maize (*Zea mays* L.). Indian Journal of Agricultural Sciences 81: 163-166.

Boyer, J., and Westgate, M. 2004. Grain yields with limited water. Journal of Experimental Botany 55: 2385-2394.

Butruille, D. V., Silva, H. D., Kaeppler, S. M., and Coors, J. G. 2004. Response to selection and genetic drift in three populations derived from the golden glow maize population. Crop Science 44:1527–1534.

Campos, H., Cooper, M., Habben, J. E., Edmeades G. O., and Schussler, J. R. 2004. Improving drought tolerance in maize: A view from industry. Field Crops Research 90(1):19-34.

Dhanda, S. S., and Sethi, G. S. 1998. Inheritance of excised- leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica 104: 39-47.

Dorri, P., Khavari Khorasani, S., Valizadeh, M., and Taheri, P. 2014. The study of inheritance and gene effects on yield and agronomic traits in early generations of Dehghan maize. Journal of Plant Genetic Research 1: 2 (in Persian).

El-Badawy, M. El. M. 2012. Estimation of genetic parameter in three maize crosses for yield and its attributes. Asian Journal of Crop Science 4: 127-138.

Farnham, D.E. 2001. Row spacing, plant density and hybrid effects on corn grain yield and moisture. Agronmy Journal 93: 1049-1053.

Ghaed Rahmat, M., Choukan, R., Siasar, B. A., and Zamani, M. 2007. The study of genetic control of resistance to common smut in maize (*Zea Mays* L.). Iranian Journal of Crop Science 9 (1): 77-89 (in Persian).

Ghannadha, M. R. 2005. The study of the inheritance of incubation period in four wheat cultivars to yellow rust. Journal of Crop Science 1: 53-71 (in Persian).

Golabadi, M., Arzani, A., and Meybodi, A. M. 2008. The effect of terminal water stress on yield and morpho-physiological traits in F_3 families of durum wheat. Iranian Journal of Field Crops Research 6: 405-418 (in Persian).

Haq, M. I., Ajmal, S. U., Munir, M., and Gulfaraz, M. 2010. Gene action studies of different quantitative traits in maize. Pakistan Journal of Botany 42: 1021-1030.

Haq, M. I. U., Ajmal, S., Kamal, N., Khanum, S., Siddique, M., and Kiani, M. Z. 2013. Generation mean analysis for grain yield in maize. The Journal of Animal and Plant Sciences 23: 1151-1146.

Hinze, L. L., and Lamkey, K. R. 2003. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. Crop Science 43:46–56.

Hussain, I., Ahsan, M., Saleem, M., and Ahmad, A. 2009. Gene action studies for agronomic traits in maize under normal and water stress conditions. Pakistan Journal of Science 46: 107-112.

Hussain, M., Shah, K. N., Ghafoor, A., Kiani, T. T., and Mahmood, T. 2014. Genetic analysis for grain yield and various morphological traits in maize (*Zea mays* L.) under water stress envaironments. The Journal of Animal and Plant Sciences 24: 1230-1240.

Iqbal, M., Khan, K., Rahman, H., and Sher, H. 2010. Detection of epistasis for plant height and leaf area per plant in maize (*Zea mays* L.) from generation means analysis. Maydica 55: 33-39.

Iqbal, M. Z., and Nadeem, M. A. 2003. Behaviour of some polygenic characters in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Asian Journal of Plant Sciences 2: 485-490.

Ishfaq, A. 2011. Generation mean analysis of reproductive and yield traits in maize (*Zea mays* L.). SAARC Journal of Agriculture 9: 37-44.

Jawaharlal, J., Reddy, G. L., and Kumar, R. S. 2012. Heterosis for yield component traits in maize (*Zea mays* L.). Indian Journal of Agricultural Research 46: 184-187.

Jebaraj S., Selvakumar, A., and Shanti, P. 2010. Study of gene action in maize hybrids. Indian Journal of Agricultural Research 44: 136-140.

Kang, M. S. 1994. Applied quantitative genetics. Baton Rouge, LA 70810-6966 USA. 322 pp.

Kearsey, M. J., and Pooni, H. S. 1998. Genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall Press. 381 pp.

Khodarahmpour, A. 2011. Genetic control of different traits in maize inbred lines (*Zea mays* L.) using graphical analysis. African Journal of Agricultural Research 6: 1661-1666.

Kumar, P., and Gupta, S. C. 2003. Genetic analysis in maize. Journal of Research, Birsa Agricultural University 15: 107-110.

Lamkey, K. R., and Lee, M. 2005. Quantitative genetics, molecular markers and plant improvement. http://corn2.agron.iastate.edu/Lamkey/Publications/PDF/australia.htm

Lande, R. 1981. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within population. Genetics 99: 541-553.

Mahmud, I., and Kramer, H. H. 1951. Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. Agronomy Journal 43: 605-609.

Majid, S., Rajab, C., Eslam, M., and Farokh, D. 2010. Estimation of combining ability and gene action in maize using line × tester method under three irrigation regimes. Journal of Research in Agricultural Science 6: 19-28.

Mather, K., and Jinks, J. L. 1982. Biometrical genetics. The study of continuous variation. (3rd ed.). Chapman and Hall, London. 396pp.

Matzinger, D. F. 1963. Experimental estimates of genetic parameters and their applications in self fertilizing plants. NAS-NRC 982: 253-279.

Micheal, A. M and Ojha, T.P. 1987. Principles of Agricultural Engineering. Vol. II, Jain Brothers Publisher, New Delhi. 320pp.

Mihailov, M. E., and Chernov, A.A. 2006. Using doubled haploid lines for quantitative trait analysis. Maize Genetics Cooperation Newsletter 80: 30.

Mihaljevic, R., Friedrich Utz, H., and Melchinger, E. 2005. No evidence for epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means and QTL analyses. Crop Science 45: 2605-2613.

Premalatha, M., and Kalamani, A. 2010. Heterosis and combining ability studies for grain yield and growth characters in maize (*Zea mays* L.). Indian Journal of Agricultural Research 44: 62-65.

Raghu, B., Suresh, J., Geetha, A., Saidaiah, P., and Sudheer Kumar, S. 2012. Heterosis for grain yield and its component traits in maize (*Zea mays* L.). Journal of Research ANGRAU 40: 83-90.

Ram Reddy, V., Seshagiri Rao, A., and Sudarshan, M. R. 2011. Heterosis and combining ability for grain yield and its components in maize (*Zea mays* L.). Journal of Research ANGRAU 39: 6-15.

Roff, D. A., and Emerson, K. 2006. Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in life history versus morphological traits. Evolution 60: 1981-1990.

Roy, D. 2000. Plant breeding analysis and exploitation of variation. Alpha Science International LTD. 701pp.

Sandeep Kumar, T., Mohan Reddy, D., Saida Naik, V., Isha Parveen, S., and Subbaiah, P. V. 2012. Gene action for yield and morpho-physiological traits in maize (*Zea mays* L.) inbred lines. Journal of Agricultural Science 4: 15-26.

Shahrokhi, M., Khavari Khorasani, S., and Ebrahimi, A. 2011. Generation mean analysis for yield and yield components in maize (*Zea mays* L.). Journal of Pant Physiology and Breeding 1: 59-72.

Shahrokhi, M., Khavari Khorasani, S., and Ebrahimi, A. 2013. Study of genetic components in various maize (*Zea mays* L.) traits, using generation mean analysis method. International Journal of Agronomy and Plant Production 4: 405-412.

Shiri, M. R., Choukan, R., and Aliyev, R. 2015. Drought stress effects on gene action and combining ability of maize inbred lines. Seed and Plant Improvement Journal 31-1: 421-440 (in Persian).

Singh, P. K., and Roy, A. K. 2007. Diallel analysis of inbred lines in maize (*Zea mays* L.). International Journal of Agriculture Sciences 3: 213-216.

Sofi, P., Rather, A. G., and Venkatesh, S. 2006. Detection of epistasis by generation means analysis in maize hybrids. Pakistan Journal of Biological Sciences 9: 1983-1986.

Sumalini, K., and Shobha Rani, T. 2011. Heterosis and combining ability for polygenic traits in late maturity hybrids of maize, (*Zea mays* L.). Madras Agricultural Journal 97: 340-343.

Taheri-Tarigh, S., Ramezanpour, S. S., Choukan, R., Soltanlou, H., Navabpour, S., and Gilani, K. 2017. Combining ability of maize lines from tropical and subtropical

germplasm using temperate testers. Seed and Plant Improvement Journal 33-1: 299-314 (in Persian).

Warnner, J. N. 1952. A method for estimating heritabilit. Agronomy Journal 44: 427-430.

Wattoo, F. M., Saleem, M., Ahsan, M., Sajjad, M. and Ali, W. 2009. Genetic analysis for yield potential and quality traits in maize (*Zea mays* L.). American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences 6: 723-729.

Zare, M., Choukan, R., Majidi Heravan, E., and Bihamta, M. R. 2008. Generation mean analysis for grain yield and its related traits in maize (*Zea mays* L.). Seed and Plants 24: 63-81 (in Persian).